从孢粉形态特征试论植物某些类群的分类与系统发育*

张 金 谈
（中国科学院植物研究所）

孢粉学是一门新兴的科学。近十多年来，由于扫描电子显微镜的应用，这个学科也进入一个崭新的阶段。

孢粉形态的研究在探讨某些植物群的分类和系统发育问题上，近年来已得到相当的重视，在说明一些植物分类和系统发育问题上曾起了不少的作用。例如 Л. А. 库普利扬诺娃（1948）关于单子叶植物花粉形态的研究，在大量的观察基础上她把单子叶植物（以花粉形态特征为依据）分为4个群，共14个类型，为该类植物的分类和系统发育提供了参考资料。1963年她又发表了双子叶植物葇荑花序类的花粉形态研究专著，目的也是为了阐明该类植物的系统发育问题，根据花粉形态的资料她还指出该类植物各目之间的相互关系。

最近，美国 J. W. Walker（1976）通过扫描电子显微镜研究35科毛茛类各种花粉的萌发孔，并概述了原始被子植物花粉萌发孔类型的进化关系。他在毛茛类中发现有10个基本的花粉萌发孔类型，并提出这些类型的演化关系的意见。

作者对金缕梅目，金缕梅科、阿丁枫科、楝科、马先蒿属、银莲花属等花粉形态曾做过比较系统的研究，最近对蕨类植物孢子和芸香科花粉又进行仔细的观察，从以上提到的这些植物群所得到的结果来看，孢粉形态不仅对某些植物群分类位置能提供一些佐证，而且对其系统发育和与临近分类群的关系也能提供参考依据。因此，作者认为孢粉形态的研究对于植物分类学、植物系统学和古植物学都有密切的关系。这也是孢粉学为什么在植物界越来越受人们重视的原因。当然，孢粉学本身的迅速发展不仅仅在于植物学方面，更重要的是在于生产部门（如石油、煤炭、地质等）的广泛应用和普遍需要。作者对于以上提到的那些植物群的孢粉形态进行研究也是考虑到理论基础和生产实践两个方面，有的侧重于说明植物分类和系统发育问题（如马先蒿属和银莲花属），有的则兼顾两方面（如蕨类植物门，金缕梅科，楝科和芸香科）。所以，作者认为选题时既要考虑到该类植物是属于比较古老，在分类上占有重要的地位，也要考虑到它在地层上分布较广，在孢粉分析中属于常见、不易鉴定的植物类群。

实践证明，对于某些植物专科专属的孢粉形态研究在解决具有关键性的植物分类和系统发育问题是起到一定的作用，同时，在深入鉴定化石孢粉，探讨古地理、古气候，古植被也越来越需要。

下面就我们所做过的一些工作来探讨一下植物某些类群的分类与系统发育问题。

一、蕨类植物的孢子形态及其系统分类

* 本文承秦仁昌、徐仁两位教授审阅并指正，作者谨此致谢。

关于蕨类植物孢子的进化一般认为是这样:

1. 体积小→体积大;
2. 具三裂缝→单裂缝;
3. 具不明显的四分体痕迹→具明显的四分体痕迹;
4. 具薄的孢壁→具厚的有纹饰的孢壁。

例如,蕨类植物比较古老的科(膜蕨科,紫萁科),其孢子只有薄的孢壁和微弱可见的四分体痕迹。而比较进化的科则有厚的孢壁及明显的纹饰。单裂缝孢子无疑地比三裂缝孢子出现晚,Kremp (1967) 认为单裂缝出现于中泥盆纪,到第三纪时占主要地位。比较进化的科(水龙骨科、骨碎补科、铁角蕨科、乌毛蕨科、三叉蕨科)几乎都具单裂缝孢子。比较古老的科都只具三裂缝的孢子。

从我们做过的52科、174属、1000多种蕨类孢子形态来看也证明有类似的情况(见表1)。处于分类系统比较前面的科一般都具三裂缝的孢子,处于后面的一般都具单裂缝的孢子。科间的界限一般比较明显。当然,有的也有例外,在三裂缝前面有单裂缝出现,在单裂缝后面有三裂缝出现。有的科本身就有两种类型同时存在,这是属于过渡的类型(如凤尾蕨科、剑蕨科等)。

表1 蕨类植物孢子裂缝类型统计

科名	三裂缝类型属(种)数	单裂缝类型属(种)数	科名	三裂缝类型属(种)数	单裂缝类型属(种)数
松叶蕨科 Psilotaceae		1(1)	铁线蕨科 Adiantaceae	1(21)	
石松科 Lycopodiaceae	1(14)		裸子蕨科 Gymnogrammaceae	3(41)	
卷柏科 Selaginellaceae	1(21)		水蕨科 Parkeriaceae	1(1)	
水韭科 Isoetaceae	1(2)		蹄盖蕨科 Athyriaceae		18(177)
木贼科 Equisetaceae		1(7)	铁角蕨科 Aspleniaceae		7(84)
瓶尔小草科 Ophioglossaceae	2(5)		金星蕨科 Thelypteridaceae		17(92)
阴地蕨科 Botrychiaceae	1(12)		乌毛蕨科 Blechnaceae		7(10)
七指蕨科 Helminthostachyaceae	1(1)		球子蕨科 Onocleaceae		2(3)
莲座蕨科 Angiopteridaceae	2(38)		岩蕨科 Woodsiaceae		2(11)
天星蕨科 Christenseniaceae		1(1)	球盖蕨科 Peranemataceae		3(5)
紫萁科 Osmundaceae	1(6)		桫椤科 Cyatheaceae	1(11)	
瘤足蕨科 Plagiogyriaceae	1(26)		鳞毛蕨科 Dryopteridaceae		10(54)
海金沙科 Lygodiaceae	3(9)		三叉蕨科 Aspidiaceae		6(13)
莎草蕨科 Schizaeaceae		1(2)	藤蕨科 Lomariopsidaceae		2(5)
里白科 Gleicheniaceae	2(5)		卤蕨科 Acrostiopsidaceae	1(1)	
膜蕨科 Hymenophyllaceae	8(25)		燕尾蕨科 Cheiropleuriaceae	1(1)	
碗蕨科 Dennstaedtiaceae	2(23)		双扇蕨科 Dipteridaceae		1(2)
姬蕨科 Hypolepidaceae		1(4)	水龙骨科 Polypodiaceae		22(64)
蚌壳蕨科 Dicksoniaceae	1(1)		剑蕨科 Loxogrammaceae	(7)	(5)
稀子蕨科 Monachosoraceae	2(4)		禾叶蕨科 Grammitidaceae	3(8)	
鳞始蕨科 Lindsaeaceae	3(16)	2(5)	舌蕨科 Elaphoglossaceae	1(3)	
骨碎补科 Davalliaceae		7(33)	书带蕨科 Vittariaceae	1(1)	1(11)
雨蕨科 Gymnogrammitidaceae		1(1)	车前蕨科 Antrophyaceae		1(4)
条蕨科 Oleandraceae		1(6)	苹科 Marsileaceae	1(1)	
凤尾蕨科 Pteridaceae	2(55)	1(1)	槐叶苹科 Salviniaceae	1(1)	
中国蕨科 Sinopteridaceae	8(49)		满江红科 Azollaceae	1(1)	

在《中国蕨类植物孢子形态》这本书中，从科的排列看，位于前面的一般属于三裂缝类型的孢子，位于后面的一般具有单裂缝类型的孢子。当然其中也有少数例外。最近，秦仁昌教授发表"中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源"一文，作者认为总的来说秦仁昌教授新的科属系统安排是与孢子形态特征更为一致的，可能是比较符合自然系统的。当然其中也还存在一些未能解决的问题。例如：从孢子形态角度看表示支持的有：

1. 桫椤科是三裂缝孢子，但原来的位置放在球盖蕨科和鳞毛蕨科之间，现在放在蚌壳蕨科和稀子蕨科之间，从孢子形态看是支持的。因为桫椤科原来的位置前后都是单裂缝。挪动后现在前后均为三裂缝类型。

2. 卤蕨科也是属于三裂缝孢子，原来放在藤蕨科和燕尾蕨科之间，现在也往前放，放在凤尾蕨科和光叶藤蕨科之间，从孢子形态看也是符合的。

3. 骨碎补科、雨蕨科、条蕨科都是单裂缝类型的孢子，原来的位置是放在鳞始蕨科和凤尾蕨科之间，现在往后挪到肾蕨科和双扇蕨科之间也是与孢子形态资料符合的。

从孢子形态看，科的位置还值得考虑的有：

1. 莎草蕨科和姬蕨科均为单裂缝孢子，放在系统前面都是三裂缝孢子似乎不太合适。

2. 燕尾蕨科为三裂缝孢子，放在系统后面均为单裂缝孢子看来也不太合适。

当然，放在那儿合适还需要进一步研究。不能单从孢子形态角度来考虑。我们只是提出作为今后调整科的排列时参考。

此外，对我们研究过的中国蕨类植物孢子形态共 52 科 174 属 1000 多种根据裂缝的不同进行一下统计也是很有意义的。（见表 2）

表 2　蕨类植物孢子裂缝类型总数量及百分比统计表

分类单位	总数量	三裂缝类型		单裂缝类型		过渡类型	
		数量	%	数量	%	数量	%
科	52	27	52	20	38	5	10
属	174	52	30	111	63	12	7
种	1000+	334	33	571	57−	108	10+
对比资料(按Kremp)			29		49		22

从表 2 可以看出，三裂缝孢子以科为单位算比例大，以属种为单位比例小。单裂缝孢子以科为单位算比例小，以属种为单位算比例大。Kremp 的资料可能是以属种为单位来统计的。

二、金缕梅科的花粉形态及其系统分类

A. 金缕梅目在被子植物中一般认为是属于比较古老的，而且占有分类系统上的重要地位。但到底它和哪些植物相近呢？

B. 金缕梅科在目中的地位如何？也就是说金缕梅科到底与目中各科的关系如何？

C. 金缕梅科内的分类问题，有人主张枫香属和阿丁枫属分出成立单独的科，从花粉形态看到底支持不支持？

根据以上三点我们对金缕梅目，重点是金缕梅科进行系统的花粉形态研究。

研究结果如下：

1. 很多分类学家认为金缕梅科与葇荑花序类植物有联系，它是和葇荑花序类植物具有同一个来源或是作为葇荑花序类植物的祖先。例如，Engler 和 Wettstein 两个人支持这样的观点。胡先骕(1950)和 Hutchinson (1926, 1959)把金缕梅目当为葇荑花序类植物的起源。A. Л. Тахтаджян (1959) 把金缕梅目同木兰目放在一起，正如 Hutchinson 一样，从金缕梅目分出几乎所有的葇荑花序类植物。

从花粉形态特征看，金缕梅科和葇荑花序类植物各科差别比较明显，前者(指金缕梅科)的主要特征是：花粉具三沟，没有孔，具颗粒状沟膜，外壁往往具有网状雕纹。而后者(葇荑花序类)通常具孔、孔边加厚、不具孔膜，外壁不具明显的网状雕纹。因此，我们认为金缕梅目和葇荑花序类植物之间在花粉形态特征上是没有什么联系的。但 Л. А. Куприянова 认为金缕梅目是从葇荑花序类的杨柳目出来的。这种意见正好与分类学家相反。作者认为这种处理也不恰当，因为虽然柳科花粉也为三沟具网花粉，这可能与金缕梅科只是表面上的相似，不一定有亲缘关系。

Cronquist (1968) 指出金缕梅亚纲包括 9 个目，其中以昆栏树目 (Trochodendrales) 为最古老，金缕梅目是从它发展出来的。从孢粉形态特征看，有一定的道理，因为昆栏树属 (Trochodendron) 与金缕梅科的 Disanthus 花粉相类似。

2. 那么金缕梅科从花粉形态特征看到底还和那些植物相近呢？在此需要先了解一下金缕梅目包括哪些科的问题？这个问题分类学家看法也不一致。例如，Wettstein (1924) Н. И. Кузнецов (1936) 和 А. А. Гроссгейм (1945) 分到本目仅有两个科——金缕梅科和悬铃木科。J. Hutchinson (1959) 归到本目有 8 个科——水青树科、金缕梅科、悬铃木科、黄杨科、交让木科等。A. Л. Тахтаджян (1959) 归到本目的有 6 个科——连香树科、云叶科、金缕梅科、阿丁枫科、悬铃木科等。

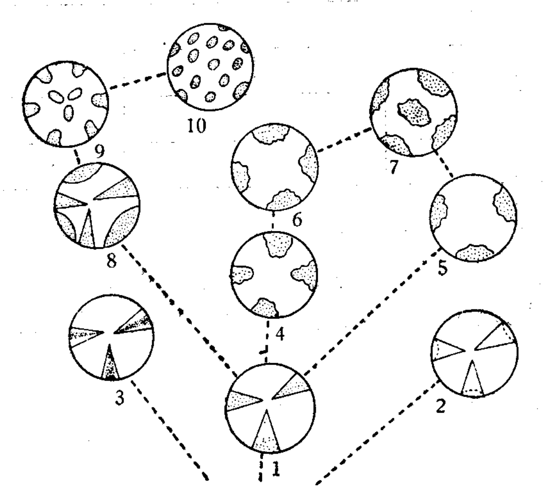


图 1 金缕梅科和阿丁枫科花粉的类型及其演化关系

1. 3 沟花粉；2. 3 沟孔花粉；3. 3 沟具膜花粉；4. 4 沟花粉；5. 3 短沟花粉；6. 4 短沟花粉；7. 5—7短沟花粉；8. 6 短沟花粉；9. 多孔(孔长圆形)花粉；10. 多孔(孔圆形)花粉。

根据花粉形态特征我们得出这样的结论：即金缕梅科和以上提到的云叶科，悬铃木科以及昆栏树目的昆栏树科具有较紧密的联系。因为这三个科的花粉也具沟膜，外壁均为网状雕纹。

3. 金缕梅科内的分类问题：即枫香属和阿丁枫属这两个属是分出成立独立的科还是仍放在金缕梅科？不少分类学家有过成立单独一科的意见。例如，Hayne (1830)建议把这两属放到独立的阿丁枫科中去，S. Endlicher (1836—40)和 Lindly (1836) 也是这个意见。

解剖学家 A. Reinsch (1890) 根据叶子解剖构造的特征，维管束以及其他方面的特征把本科各属分为两群，第一群中的第一亚群就是枫香属和阿丁枫属两个属。实际上他是把这两个属分出成为一个亚科，叫阿丁枫亚科 (Altingioideae)。

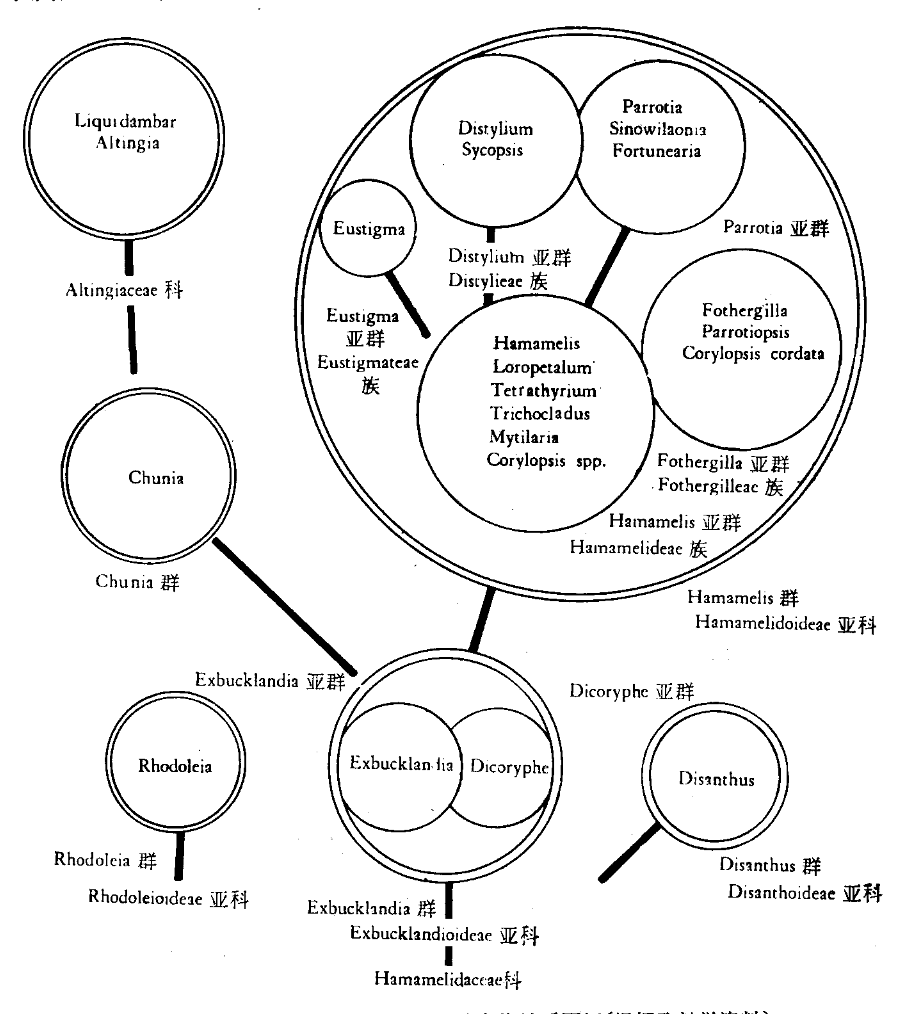


图 2　金缕梅科和阿丁枫科各属间的亲缘关系图解(根据孢粉学资料)

根据花粉形态特征，我们认为枫香属和阿丁枫属花粉从金缕梅科中分出成立单独的阿丁枫科是合适的。因为这两个属均为多孔的花粉，与金缕梅科其他各属具三沟花粉显然不同，这方面的意见已被植物系统分类学家所采用了。

在金缕梅科内如何分类，各亚科之间的关系以及各类型的亲缘关系及演化，请看图1,2。

三、银莲花属（*Anemone* L.）的花粉形态及其系统分类

银莲花属是毛茛科的重要属之一。全世界约有150种，我国有50多种。我们共研究67种(其中包括20种为国外的材料)，共有6个花粉类型(见图3)。

根据研究结果发现银莲花属在花粉形态上是多类型的一个属。

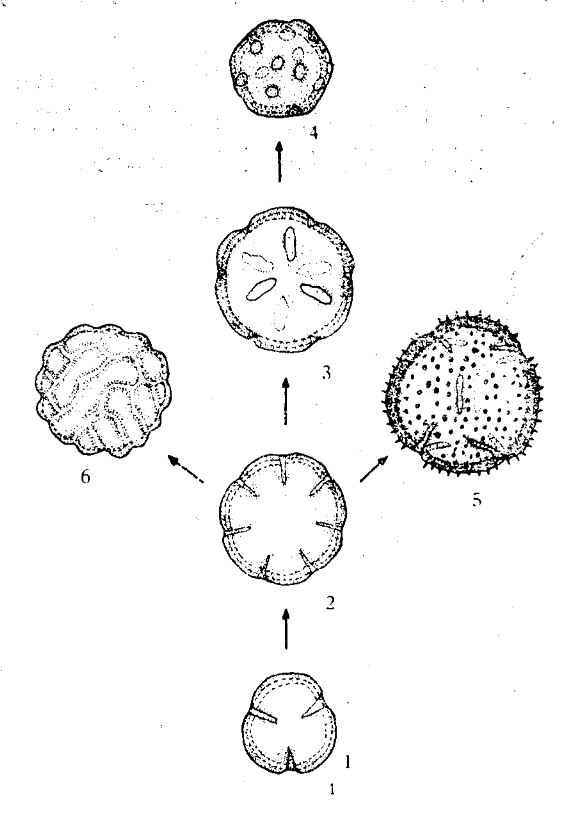


图3 银莲花属（*Anemone* L.）各类型花粉演化关系图式

1.三沟花粉类型(例如 *Anemone silvestris* L.);
2.多沟花粉类型(例如 *A. chengii* W. T. Wang);
3.散沟花粉类型(例如 *A. nanchuanensis* W. T. Wang);
4.散孔花粉类型(例如 *A. begoniifolia* Franch.);
5.散沟带刺花粉类型(例如 *A. glaucifolia* Franch.);
(*Anemoclema glaucifolia* (Franch.) W. T. Wang);
6.螺旋状萌发孔花粉类型(例如 *A. pavonina* Lam.)。

王文采同志根据植物的外部形态，同时也参考我们的花粉资料将罂粟银莲花（A. glaucifolia）从银莲花属分出成立一个新属，名为罂粟银莲花属（Gen. Anemoclema），从花粉形态看我们完全赞同。

在属下面王文采同志将我国的银莲花属分为6个组，这与花粉形态研究结果基本上也是一致的。可见花粉形态研究对于属的区分和新属的成立是可以提供参考依据的。

从上面三个例子不难看出孢粉形态研究可以作为植物系统分类的手段之一。利用孢粉形态不仅可以解决植物分类中存在的一些疑难问题(如科属的排列位置，新科、新属、新

种、是否要成立?)，而且在大量积累孢粉形态资料基础上还可以探讨植物各分类群的演化和相互关系。当然，在引用孢粉形态资料时必须考虑其他方面的证据，才能得出比较符合客观实际的分类系统。

参 考 文 献

[1] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组，1960：中国植物花粉形态。科学出版社。

[2] 中国科学院北京植物研究所古植物研究室孢粉组，1976：中国蕨类植物孢子形态。科学出版社。

[3] 王文采，1964：中国毛茛科的两新属，植物分类学报，**9**(2):103—107。

[4] 张金谈，1958：枫香属现代的和某些化石的花粉形态特征，植物学报，**7**(4):215—229。

[5] 钟补求、张金谈，1965：马先蒿属的花粉形态和其与分类系统的关系 I, II，植物分类学报，**10**(3):257—281; **10**(4):357—374。

[6] 席以珍、张金谈，1964：银莲花属的花粉形态研究。植物学报，**12**(1):19—29。

[7] 秦仁昌，1978：中国蕨类植物科属的系统排列和历史来源。植物分类学报，**16**(3):1—19; **16**(4):16—37。

[8] Walker, J. W., 1976b: Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperm. Amer. J. Bot. **61**: 1112—1137.

[9] Куприянова Л. А., 1948: Морфология пыльцы однодольных растений (Материалы к филогении класса). Тр. Бот. инст. АН СССР, Сер. 1, вып. **7**:163—262.

[10] ——————, 1965: Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*) Издательство «Наука» М. -Л.

[11] Чжан Цзинь-тань, 1959: Морфология пыльцы *Liquidambar* L. и *Altingia* Nor. Бот. журн. Т. **44**, № 10.

[12] ——————, 1964: Морфология пыльцы семейств *Hamamelidaceae* и *Altingiaceae*. Флора и систематика высших растений, вып. **13**, М. -Л.:173—232.

THE SPORE AND POLLEN MORPHOLOGY IN RELATION TO THE TAXONOMY AND PHYLOGENY OF SOME PLANT GROUPS

CHANG KING-TANG
(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

This paper is primarily an attempt to show the relationships between the spore and pollen morphology. It may be summed up as follows:

1. On the basis of our *Sporae Pteridophytorum Sinicorum* in which of 52 families, 174 genera and over 1000 species of Chinese fern spores illustrated and decribed. According to the types of tetrad marks, the table is prepared as follows:

Classification unit	Total	Trilete	%	Monolete	%	Mono-Trilete	%
family	52	27	52	20	38	5	10
genus	174	52	20	111	63	12	7
species	1000+	334	33	571	57−	108	10+

As shown in the above table, we agree with the new systematic arrangements of Chinese fern families proposed by professor R. C. Ching[1]. For example, some of them are:

(1) The family *Cyatheaceae* have trilete spores, it is preferable to shift to the position between family *Dicksoniaceae* and *Monachosoraceae.*

(2) The family *Acrostichaceae* also with trilete spores, it is also preferable to be shifted to the position between the families *Pteridaceae* and *Stenochlaenaceae.*

(3) The families *Davalliaceae, Gymnogrammitidaceae* and *Oleandraceae* have monolete spores, they are better to be shifted to the position between families *Nephrolepidaceae* and *Dipteridaceae.*

2. On the basis of pollen morphology of the family *Hamamelidaceae,* it is pointed out that the genera *Liquidambar* and *Altingia* must be separated from family *Hamamelidaceae* and form a new family *Altingiaceae,* as proposed by some authors.

3. On the basis of pollen morphology, *Anemone glaucifolia* of the family *Ranunculaceae* may be separated from the genus *Anemone* and form a new genus *Anemoclema,* as proposed by W. T. Wang[2].

1) The Chinese fern families and genera: Systematic arrangement and historical origin in Acta Phytotaxonomica Sinica **16**(3): 1—19; **16**(4): 16—37. 1978.

2) Duo Genera Nova Ranunculacearum Sinensium in Acta Phytotaxonomica Sinica **9**(2): 103—107. 1964.